УДК 599.4:591.473

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЫШЦ ПЛЕЧА ЛЕТУЧИХ МЫШЕЙ В СВЯЗИ С ИХ ПОЛЕТОМ

М. Ф. Ковтун

(Институт зоологии АН УССР)

Рукокрылые (Chiroptera) являются одним из наиболее многочисленных и наиболее слабо изученных, особенно в отношении их морфологии, отрядов млекопитающих, хотя первые описательно-морфологические работы о них появились в прошлом столетии (Humphri, 1868; Macalister, 1873; Maisonneuve, 1878).

Многие исследования и наблюдения показали, что некоторые рукокрылые являются типичными перелетными животными. Вопросы, связанные с полетом летучих мышей, привлекают все большее внимание. Основные исследования в этом направлении начались в первой половине XX ст. (Spillmann, 1925; Fischer, 1930; Eisentraut, 1936) и продолжаются до настоящего времени (Кузякин, 1950; Voughan, 1959; Struhsacker, 1961; Hartmann, 1963; Gaisler, 1964). Можно сказать, что в этих работах вопрос об общем плане полета летучих мышей в основном освещен. Что же касается вопросов, связанных с различиями полета, или т. н. «частной формой полета», летучих мышей разных видов, то они еще не решены окончательно.

Целью нашего исследования было представить сравнительно-анатомическую характеристику мышц плеча, действующих на локтевой сустав летучих мышей, и, учитывая неодинаковые летательные способности различных видов, дать функциональный анализ этих мышц, а также исследовать их иннервацию. Изучавшиеся рукокрылые отловлены в Закарпатской и Крымской областях и представлены семью видами. Всего исследовано 27 животных, из них: подковоносов больших (*Rhinolophus ferrum-equinum* Schreber) — четыре, подковоносов малых (*Rh. hipposideros* Bechstein) — три, ночниц больших (*Myotis myotis* Borkhausen) — десять, длиннокрылов обыкновенных (*Miniopterus schreibersii* Kühl) — четыре, вечерниц рыжих (*Nycatlus noctula* Schreber) — три, нетопырей-карликов (*Pipistrellus pipistrellus* Schreber) — два и кожан поздний (*Eptesicus serotinus* Schreber) — один. Первые два вида принадлежат к семейству подковоносовых (Rhinolophidae), остальные — к семейству обыкновенных летучих мышей (Vespertilionidae). Кроме этого, был исследован один представитель североамериканских летучих мышей — зайцерот (*Noctilio leporinus mastivus*).

Для всех названных рукокрылых (за исключением зайцерота) характерно, что мышцы плеча у них с относительно короткими брюшками и длинными дистальными сухожилиями. В локтевом суставе возможны только сгибательно-разгибательные движения. Очевидно, поэтому плечевая мышца у исследованных нами животных развита слабо. Двуглавая мышца плеча у них имеет две головки, а у зайцерота — три. У ночницы большой головки двуглавой мышцы не сливаются на всем протяжении несмотря на то, что их дистальные сухожилия расположены рядом в одном фасциальном влагалище. При этом сухожилие короткой головки более тонкое и плоское. Оканчиваются оба сухожилия на бугристости лучевой кости. Таким образом, можно говорить, что у ночницы большой дву-

главая мышца плеча состоит из двух мышц, которые по аналогии с названиями соответствующих головок этой мышцы у других животных могут быть названы m. biceps longus и m. biceps brevis. Исходя из того, что у тех рукокрылых, которые летают значительно лучше или не хуже, чем ночница большая, нет полного раздвоения двуглавой мышцы, можно

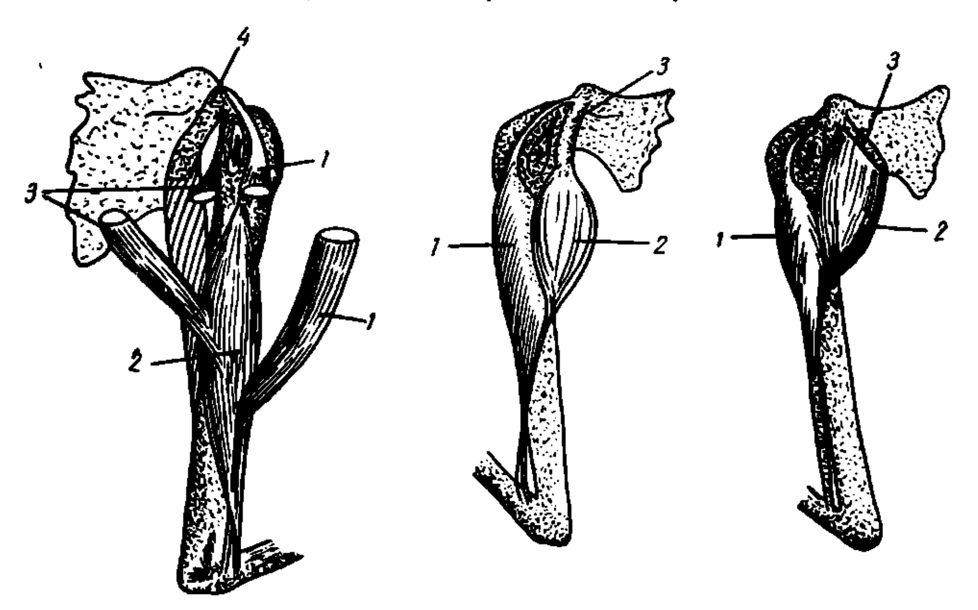


Рис. 1. Двуглавый мускул плеча зайцерота:
1 — длинная головка; *2* — глубокая головка; *3* — короткая головка; *4* — коракоидный отросток лопатки.

Рис. 2 Двуглавый мускул плеча ночницы большой:
1 — длинная головка; *2* — короткая головка; *3* — коракоидный отросток лопатки.

Рис. 3. Двуглавый мускул плеча длиннокрыла обыкновенного:
1 — длинная головка; *2* — короткая головка; *3* — коракоидный отросток лопатки.

предположить, что раздвоение бицепса у последней является признаком примитивизма, а не результатом какой-то специфики функции ее крыла. В пользу этой точки зрения говорит и то, что род ночница является одним из самых древних и примитивных в семействе обыкновенных летучих мышей (Кузякин, 1950).

Длинная головка бицепса переходит в сухожилие у всех летучих мышей постепенно, тогда как короткая — всегда резко. Степень слияния головок также не одинакова: наибольшая — у подковоноса большого, наименьшая — у нетопыря-карлика. У зайцерота, как уже указывалось выше, бицепс имеет три головки и ни одна из них не отходит от конца коракоидного отростка. Длинная головка начинается и заканчивается типично. Короткая головка начинается слабым сухожилием у основания коракоидного отростка и сливается с третьей головкой (глубокой), которая отходит от проксимального сухожилия длинной головки и частично от плечевой кости (рис. 1). Глубокая головка бицепса является самой массивной, она заканчивается сравнительно толстым сухожилием на бугристости лучевой кости рядом с сухожилием длинной головки. В отличие от бицепса летучих мышей нашей фауны мышечная часть бицепса зайцерота значительно длиннее сухожильной (сухожилие составляет приблизительно 1/5 часть мышцы).

Трехглавый мускул у исследованных летучих мышей имеет три головки: длинную, латеральную и медиальную. Самой мощной является

длинная головка. Она начинается от каудального края лопатки вблизи суставной ямки, направляется под острым углом к плечевой кости и приблизительно на уровне средины плеча (у нетопыря-карлика выше) переходит в сухожилие. Латеральная головка начинается на дорсо-латеральной поверхности плечевой кости от основания ее большого бугра, а медиальная — от дорсальной поверхности верхней трети плеча; обе головки направляются дистально, сливаются с длинной головкой и заканчиваются общим сухожилием на бугре локтевого отростка. У ночницы большой, кожана позднего и нетопыря-карлика слияние головок происходит у места перехода брюшек мышц в сухожилие; у подковоносов большого и малого и зайцерота — в области нижней трети брюшка, а у длиннокрыла обыкновенного головки сливаются в средней части мышцы, но затем опять разделяются и идут отдельно до места прикрепления. У всех видов заметно раздвоение проксимальной части длинной головки.

Перед тем, как перейти к функциональному анализу описываемых мышц, следует более подробно остановиться на некоторых особенностях их топографии и строения. Длинная головка бицепса у всех исследованных нами видов летучих мышей начинается и оканчивается аналогично. Она расположена на передней поверхности плечевой кости, так что ее длинниковая ось параллельна длинниковой оси плечевой кости. Короткая головка бицепса начинается на коракоидном отростке лопатки и поэтому, чем медиальнее расположен конец данного отростка, тем дальше от плечевой кости в медиальную сторону смещено начало этой мышцы и тем больше угол между длинниковыми осями ее и плечевой кости, и наоборот. У летучих мышей с широкими крыльями, отличающихся медленным полетом, короткая головка имеет веретенообразную форму и начинается как мышечными, так и сухожильными волокнами от конца коракоидного отростка (рис. 2), у быстролетающих рукокрылых с узкими крыльями начало короткой головки широкое и занимает 3/4 длины коракоидного отростка, но дистально головка суживается и имеет форму треугольника (рис. 3). Если мысленно провести линии через крайние точки начала и прикрепления головок двуглавой мышцы, то между ними образуется угол, вершина которого лежит в месте прикрепления дистального сухожилия бицепса. Т. к. величина этого угла зависит в основном от положения короткой головки, то в дальнейшем мы его будем называть углом короткой головки. Измерение этого угла показало, что он не одинаков у различных видов летучих мышей и пропорционален летательным способностям последних. Самый большой угол короткой головки (15°) у длинокрыла обыкновенного — наиболее быстролетного вида среди наших летучих мышей. На противоположном полюсе по летательным способностям находится подковонос малый, у него же и самый малый угол короткой головки — 9°6′. Летучие мыши, имеющие примерно равные летательные способности, обладают одинаковым углом короткой головки, например, рыжая вечерница и нетопырь-карлик — по 14°.

Таким образом, обнаруживается прямая и тесная зависимость между величиной угла короткой головки бицепса и летательными способностями рукокрылых. Очевидно, топографическое положение короткой головки бицепса играет определенную роль в осуществлении полета и придает ему специфичность. В пользу этого заключения говорит и различная степень развития короткой головки у разных видов. Определив отношение веса короткой головки к весу длинной, мы установили, что оно также зависит от скорости полета. У всех быстролетающих летучих мышей короткая головка тяжелее длинной, а у медленнолетающих — наоборот.

Следовательно, чем больше направление длинниковой оси короткой головки бицепса отклоняется от такового плечевой кости (т. е. чем боль-

ше угол короткой головки) и чем больше относительный вес короткой головки, тем быстрее и совершеннее полет летучих мышей. Исходя из всего изложенного выше и учитывая постоянное топографическое положение других мышц плеча, можно сделать вывод, что именно короткая головка бицепса в силу своего топографического положения и степени развития в значительной мере обуславливает разнообразие полета летучих мышей.

Стругзакер (Struhsaker, 1961), говоря о факторах, определяющих специфику полета летучих мышей, на первое место ставит форму летательных перепонок. Не отрицая ее значение для полета летучих мышей, мы все же хотим заметить, что летательная перепонка является пассивным органом и поэтому вряд ли она может играть первостепенную роль. Более значительная роль, очевидно, принадлежит активным органам — мышцам, которые приводят в движение летательную перепонку, изменяют ее положение, угол атаки крыльев и пр.

В результате аналогичных исследований трехглавой мышцы плеча было обнаружено большое сходство этой мышцы у исследованных нами летучих мышей. У всех этих животных головки трехглавой мышцы начинаются примерно одинаково; самой мощной является длинная головка, ее вес превосходит общий вес латеральной и медиальной головок, угол, образованный длинниковыми осями головок трицепса, постоянный и равен 9°6′. Отсюда можно сделать вывод, что и функция трехглавой мышцы плеча у всех исследованных летучих мышей сходна, т. к. только однообразие функции могло привести к однообразию формы.

Для уточнения наших заключений о функциональном значении мышц плеча летучих мышей мы провели наблюдения за полетом животных в закрытом помещении и за передвижением их по земле; поставили ряд опытов, в которых у наркотизированных зверьков оголяли мышцы оперативным путем, раздражали их и смотрели, какое действие это оказывает на определенные звенья конечности.

На основании проведенных исследований мы получили представление о работе указанных мышц плеча летучих мышей. Можно сказать, что обе головки двуглавой мышцы обладают различной функцией. Длинная головка осуществляет сгибание локтевого сустава, а при фиксированном локтевом суставе она разгибает плечо, т. е. отводит плечо от туловища, растягивая боковую перепонку, и удерживает его в таком положении. Т. к. во время полета плечо постоянно отведено, то, следовательно, мышцы, приводящие его в такое положение и удерживающие в нем, при полете испытывают статическую нагрузку. Гистологическое исследование структуры длинной головки бицепса действительно показало, что это — мышца статического типа.

Точка начала короткой головки лежит медиальнее и ниже оси плечевой кости, поэтому она может приводить плечо и участвовать в опускании крыла вниз. Оптимальные условия для ее работы появляются при горизонтальном положении крыла, когда направление длинниковой оси короткой головки наиболее отклоняется от такового плеча. При опускании крыла направления длинниковых осей плеча и короткой головки все больше и больше выравниваются и действие мышцы ослабевает, достигая наименьшей величины при максимальном опускании крыла. При взмахе крыла вверх мышца расслабляется. Таким образом, период напряжения чередуется с периодом расслабления, т. е. мышца работает в динамическом режиме; ее гистологическая структура также соответствует структуре мышц динамического типа: она состоит из длинных мышечных волокон, идущих параллельно длинниковой оси, а сухожильных прослоек в ней очень мало.

Т. к. точка начала короткой головки лежит ниже точки ее прикрепления, то, сокращаясь, мышца тянет место прикрепления вниз. Поскольку все звенья крыла соединены между собой жестко, при этом будет опускаться все крыло. Таким образом короткая головка может контролировать угол атаки крыльев.

Т. к. ротационные движения в локтевом суставе не возможны, то и волокна плечевой мышцы, которые могли бы осуществлять эти движения предплечья, исчезли, сохранились лишь те волокна, которые начинаются на передней поверхности плечевой кости и участвуют в сгибании локтя.

Основная функция m. triceps заключается в разгибании и фиксации локтевого сустава во время полета, что особенно важно при силовом взмахе крыла вниз. Длинная головка трехглавой мышцы начинается от каудального края лопатки, т. е. точка ее начала находится несколько медиальнее плеча, в результате чего длинная головка может приводить плечо. Трехглавый мускул максимально напряжен при взмахе вниз, когда крыло максимально расправлено, и несколько расслаблен при взмахе вверх, когда локтевой сустав несколько флексирован.

Небольшая длина локтевого отростка свидетельствует о том, что трехглавый мускул не развивает больших усилий, но производит быстрое разгибание предплечья. Гистологическое исследование показало, что это — мышца динамо-статического типа.

Таким образом, подводя итог, можно сказать, что мышцы плеча летучих мышей играют весьма значительную роль в осуществлении их полета. Они обеспечивают устойчивость крыла во время полета и особенно во время мощного взмаха вниз, участвуют в развертывании крыла и контроле угла атаки крыльев, а короткая головка двуглавой мышцы — в образовании частной формы полета. Кроме этого, мышцы плеча, очевидно, играют роль в распределении нагрузки на основные силовые мышцы полета, экономя энергию.

ЛИТЕРАТУРА

Кузякин А. П. 1950. Летучие мыши. М.

Eisentraut M. 1936. Beitrag zur Mechanik des Fledermausfluges. Zeitschrift für Wissensch. Zoologie., Bd. 148, H. 2.

Fischer M. 1930. Der Flug der Wirbeltiere. In: Bethe, Handbuch der Normalen und Pathologischen Phisiologie. Berlin.

Gaisler J. 1964. Comment Volent les chanves-souris? Science et Nature, № 66.

Humphry G. M. 1869. The Myology of the limbs of Pteropus. Journ. Anatomi and Phys., v. 13.

Hartmann F. A. 1963. Some flight mechanisms of bats. The Ohio journal of Sci., v. 63, № 2.

Macalister A. B. 1873. The Myology of the Chiroptera. Phil. Transact. Royab. soc., v. 162. London.

Maisonneuve P. 1878. Traite de l'ostologie et de la miologie du vespertilio murinus. Paris.

Spillmann E. 1925. Beiträge zur Kenntnis des Fluges der Fledermause und der ontogenetischen Entwicklung ihrer Flugapparate. Acta Zool., Bd. 6.

Struhsaker T. T. 1961. Morphological factors regulating flight in bats. Jour. Mammalogy, v. 42, № 2.

Vaughan T. A. 1959. Functional morphology of three bats: Eumops, Myotis, Macropus. Univ. Kansas Publ., Mus. Nat. Hist., v. 12.

Поступила 29.III 1968 г.

MORPHO-FUNCTIONAL ANALYSIS OF CHIROPTERA SHOULDER MUSCLES IN CONNECTION WITH THEIR FLIGHT

M. F. Kovtun

(Institute of Zoology, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

As a result of investigations it was established that the structure, correlative development and topography of the shoulder muscles in eight species of Chiroptera are not similar and depend on the flying abilities of the animals. The above-mentioned facts apply, in the first turn, to the corracoid caput (caput brevis) of biceps. So, in quickly flying Chiroptera the coracoid caput exceeds the one (caput longus) in weight, whereas in slowly flying Chiroptera it is vice versa. The angle of crossing of long axes of coracoid and long caputs of biceps also is not similar. It is greater in quickly flying species.